Bau und Entwicklung

der Schaale

von

Emyda ceylonensis, Gray.

Inaugural - Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

der hohen philosophischen Facultät

der

Universität Basel

vorgelegt von

Adolph Th. Stoffert
aus Hamburg.

BASEL.
Buchdruckerei K. J. Wyss.
1889.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548826_0018

Meinem verehrten Lehrer

Herrn

Professor Dr. L. Rütimeyer

in Basel

ehrfurchtsvoll

gewidmet.

der Verfasser.

Die Trionychiden.

Die Ordnung der Chelonier theilen wir ein in folgende Familien:

1) Cheloniadae = Seeschildkröten.
2) Trionycidae = Lippenschildkröten.
3) Chelydae = Lurchschildkröten.
4) Emydae = Süsswasserschildkröten.
5) Chersidae = Landschildkröten.

Die Trionychiden stehen dem allgemeinen Bauplane des Reptiles am allernächsten, indem besonders in der Jugend Rücken- und Bauchschild noch verhältnissmässig schwach entwickelt sind und die Wirbelsäule keine so weitgehende Rückbildung erfahren hat, wie sie bei Emyden und Testudiniden gefunden werden. Natürlich ist in den verschiedenen Alterstufen die Schaale in Beschaffenheit und Ausdehnung verschieden ausgebildet.

Die unerwachsenen Trionychiden sind beinahe vollständig schaalenlos. Bei einer mir vorliegenden Trionyx von 38 mm. Länge (Rumpf + Schwanzlänge) ist das Rückenschild, wenn es überhaupt so zu nennen ist, fast ausschliesslich endosceletaler Natur, bei einer normal entwickelten Wirbelsäule, von welcher 8 freie, etwas expandirte Rippen ausstrahlen.

Als Anlage des Hautsceletes finden wir eine Reihe von 8 medianen Knochenplättchen, von welchen jedes einen Brustwirbel überlagert und scheinbar von ihnen ausgehend zwei Reihen seitlicher Costalplatten oder Costalplättchen, welche sich auf die Ursprungstellen der Rippen auflegen (Fig. 1a). Nach vorne wird das Rückenschild durch eine sehr stark in die Breite gezogene mediane Platte, welche mit ihren beiden Seiten das zweite Rippenpaar berührt, abgeschlossen und welche als Nuchalplatte (nu) bekannt ist. Ueber die Wirbelsäule im Allgemeinen sei hier noch bemerkt, dass der erste Brustwirbel, also der erste rippentragende Wirbel, bei sämmtlichen mir vorliegenden Trionychiden

keine selbstständige Neuralplatte trägt, wie sich solches bei andern Formen gleichfalls beobachten lässt, und dass seine schwach entwickelte, nach hinten gerichtete Rippe einer dermalen Knochen-Ablagerung entbehrt. Dieselbe liegt ganz frei, lehnt sich aber mit ihrem lateralen Ende an die zweite, schon sehr breite Rippe an. Ferner ist nur ein einziger Lenden- und zwei, in seltenen Fällen, drei Sacralwirbel vorhanden, welche zwei Beckenträger oder Beckenrippen entsenden, die an ihrem lateralen Ende mit einander verwachsen. Erwähnen muss ich noch, dass bei Emyden, ebenfalls wie bei Trionyx, für den ersten und zweiten Brustwirbel eine einzige Neuralplatte vorhanden ist. Bei Testudiniden und einigen anderen Arten entspricht aber nicht eine Neuralplatte je einem Brustwirbel, sondern die Zwischenräume der Wirbel werden durch die Neuralplatten überbrückt, so dass die erste Neuralplatte den ersten Brustwirbel und die Hälfte des zweiten überdeckt.

Mit zunehmendem Alter wachsen die Costalplatten lateralwärts, sich auf der ihr zugehörenden Rippe nach aussen hinschiebend; dabei treten sie sowohl unter sich, als auch mit deren ebenfalls nach allen Seiten sich ausdehnenden Neuralplatten in eine sehr feste und enge Nathverbindung, wobei sich die Seitenfontanellen allmälig schliessen. Nur eine einzige Fontanelle, beziehungsweise zwei, nämlich diejenige zwischen dem ersten Costalplattenpaar und der Nuchalplatte, sind bei den von mir beobachteten Exemplaren niemals ganz geschlossen und bleiben bis im höchsten Alter wahrscheinlich immer offen.

Die Costalplatten gewinnen nun immer mehr an lateraler Ausdehnung, doch kommt es selten oder wohl nie dazu, dass sie die Rippen vollständig bedecken, denn selbst bei einer ziemlich erwachsenen uns vorliegenden Trionyx gangeticus sind die seitlichen Enden von oben gesehen noch sichtbar. Wir finden daher, dass, wenn auch im erwachsenen Zustande der Anschluss der Elemente des Hautsceletes an einander ein fester und knapper ist, das Endoscelet gegenüber dem letzteren immer eine gewisse Selbstständigkeit bewahrt. Es zeigt sich dieses auch hauptsächlich darin, dass die Rippen ihrer ganzen Länge nach auch in ihrer Verwachsung mit dem Hautscelet stets in ihrer ganzen Längeausdehnung zu erkennen sind, indem sie sich als Knochenwülste von der Schaale abheben.

Was die Ausdehnung der Rückenschaale der Trionychiden nach vorne und hinten anbetrifft, also der Lage nach zu den übrigen Abschnitten der Wirbelsäule, so verdeckt sie mit ihrem vorderen Theile, der Nuchalplatte, den ersten Brustwirbel vollständig und den letzten Halswirbel, in ausgestreckter Lage gedacht, zum Theil; nach hinten erreicht die letzte Costalplatte eben noch den ersten Sacralwirbel, das Becken liegt also und dieses Verhältniss ist für die Trionychiden ganz besonders characteristisch, wie wir es auch in den Jugendzuständen bei andern Gruppen sehen, an seiner Ansatzstelle frei.

Die Zahl der Neuralplatten sowohl als auch die der Costalplatten betragen in der Regel, wenigstens an den von mir untersuchten Trionychiden, acht. Es entspricht somit die Gliederung des Hautsceletes genau derjenigen des Endosceletes.

Ein mehr äusserliches Merkmal, was allerdings für die Systematik der Chelonier von Wichtigkeit ist, ist das Fehlen aller Hornschilder. Dieses haben die Trionychiden mit Sphargis oder Dermatochelys, welche zu den Chelonidae gehört, gemein, bei allen übrigen Schildkröten dagegen ist das Rückenschild sowohl als auch das Bauchschild mit Hornplatten, oft von ausgezeichneter Schönheit bedeckt. Ich erinnere hier an Chelone imbricata, die berühmte Karettschildkröte vom atlantischen, stillen und indischen Ocean, deren einzelne Schildkrotplatten 3—7 mm. dick werden und wovon ein Individuum oft mehr als 4 Kilogramm liefert. Statt dieser Horn- oder Schildkrotplatten finden wir bei den oben genannten eine lederartige, meistens dünne Haut, welche Rücken- und Bauchschild überlagert. Unwichtig ist die stets gekörnte Oberfläche des Bauches- und Rückenschildes.

Das Bauchschild.

Das Bauchschild oder Plastron, oft auch unrichtiger Weise Sternum genannt, steht bei sämmtlichen Trionychiden bis zum erwachsenen Zustande auf einer niedrigen Stufe der Verknöcherung, indem sich die Elemente derselben niemals zu einem lückenlosen Ganzen an einander schliessen, wie dieses bei Emyden und Testudiniden der Fall ist.

Seiner Anlage nach besteht dasselbe aus 4 paarigen, dem Epiplastron, Hyoplastron, Hypoplastron und Xiphiplastron und einem unpaarigen Stück dem Entoplastron, welche weit aus einander liegen und nur durch zackenförmige Knochenvorsprünge einander berühren. Die Form und gegenseitige Grössenverhältnisse ergeben sich am besten aus den Figuren der beifolgenden Tafeln.

Die solideste Verbindung unter einander zeigen schon sehr früh das Hyoplastron und das Hypoplastron, welche, wie die Figuren zeigen, sich mit ihren Breitseiten aneinander legen und eine äusserst feste und solide Nathverbindung mit einander eingehen, welche in den meisten Fällen zeitlebens sichtbar bleibt.

Durch die vorhin erwähnten Knochenzacken oder Knochenvorsprünge wird der Binnenraum zwischen den Elementen des Plastrons in drei mehr oder weniger vollständig von einander getrennte Fontanellen gesondert. Eine vordere, begrenzt durch das Entoplastron einerseits und anderseits durch das Hypoplastron. Ferner haben wir die mittlere Fontanelle begrenzt durch das Hypoplastron und Xiphiplastron und endlich eine hintere, eingeschlossen von den nach innen vorspringenden Schenkeln des Xiphiplastrons.

Von diesen drei Fontanellen schliesst sich die hintere zuerst, indem die beiden Xiphisternalia in Gelenkverbindung mit einander treten, während die beiden übrigen mit zunehmendem Alter wohl verengt werden, sich aber niemals vollständig schliessen.

Ist es für das Rückenschild ein Leichtes, die endosceletalen von den exosceletalen Bestandtheilen zu unterscheiden, so bietet ein solcher Unterschied bei dem Bauchschilde um so mehr Schwierigkeiten. Ueber die Natur desselben gehen die Meinungen der Zootomen der verschiedenen Perioden sehr weit auseinander.

Cuvier[1]) identificirt dasselbe kurzweg mit dem Sternum der Eidechsen und der höheren Wirbelthiere.

„Le bouclier inférieur, appelé plastron, est formé de pièces „qui représentent le sternum et qui sont ordinairement au „nombre de neuf.“

Carus und Peters[2]) betrachten nur einen Theil des Plastrons als endosceletaler Natur, einen andern als Hautscelet.

[1]) Cuvier, Régne animal; Les Reptiles, pag. 10.

[2]) Rathke, Ueber die Entwicklung der Schildkröten, pag. 128.

Rathke bestreitet die endosceletale Natur des Plastrons auf das entschiedenste, indem er den klaren Nachweis liefert, dass das Plastron sowohl nach Art als nach Ort der Entstehung von dem Sternum sämmtlicher übrigen Wirbelthiere verschieden ist. Nach Rathke entsteht das Sternum bei Vögeln und Säugethieren als zwei weit von einander abstehende Knochenstreifen, welche die lateralen Enden der Rippen mit einander verbinden und bei dem allmäligen Wachsthum derselben gegen einander geschoben werden, bis sie sich berühren und schliesslich mit einander verwachsen. Bei den Schildkröten entsteht zwar das Plastron ebenfalls in Form von zwei Knorpelstreifen, nie aber stehen dieselben in Verbindung mit den Rippen. Bei Batrachiern entsteht das Sternum ebenfalls getrennt von den Rippen, liegt aber stets innerhalb der Musculatur des Rumpfes resp. der Rumpfwand, das Plastron der Schildkröten aber stets ausserhalb derselben. Endlich aber entsteht, und diess ist das wichtigste, das Plastron in allen von Rathke untersuchten Fällen stets im Bindegewebe der Cutis, seine dermale Natur ist also über alle Zweifel erhaben.

Ohne nun das geringste Misstrauen in Rathke's vortrefflichen Untersuchungen setzen zu wollen, möchte ich hier doch die Frage aufwerfen, ob denn wirklich das ganze Plastron von den Schildkröten neu erworben sei und ob sich nicht gewisse Theile nachweisen lassen, welche als altes Sauriererbthum zu betrachten sind.

Gerade *die Tryonichiden*, als die Schildkröten mit *sehr primitivem Bauchschild*, könnten uns in dieser Hinsicht einige Auskunft geben. Vergleichen wir das Plastron von Trionyx mit dem Sternum irgend einer Eidechse, Hydrosaurus, Hemi dactylus oder Stellio (Fig. 17, 18, 19) z. B., so lässt sich nicht leugnen, dass zwischen beiden Thieren in einigen Theilen eine ungezwungene Analogie besteht, (Fig. 9—19). Bei Hydrosaurus (Fig. 18) etc. besteht das Sternum aus zwei Theilen: 1) dem eigentlichen, rippentragenden Theil von mehr oder weniger knorpeliger Consistenz und rhombischer Form und 2) aus der Interclavicula, einem T förmigen Stück, elfenbeinhart, welches mit seinem medianen Theile, dem eigentlichen Sternum, untergelagert ist. An die beiden seitlichen Schenkel lehnt sich der Länge nach die Clavicula (cl) an. Gestaltlich sehr ähnliche Theile treffen wir nun im Plastron der jungen Trionyx (Fig. 1b. 2b. 3b. 8 10). An ein ebenfalls in die Breite gezogenes Entoplastron lehnen sich, wie im vorigen Fall,

zwei stabförmige Knochen, die sogenannte Episternalia des Plastrons (Ep). Was nun diese Knochen von der Hydrosaurus-Clavicula unterscheidet, ist der Umstand, dass dieselben nicht ihrer ganzen Länge nach dem Entoplastron anliegen, sondern medianwärts sich von demselben entfernen und nach vorne divergieren. Auch fehlt der nach hinten gerichtete mediane Theil des Entosternum, oder ist nur durch eine kurze Spitze (s) angedeutet.

Auch andere Schildkröten mit primitivem Bauchschild, Chelonia z. B., weisen eine gleiche, wenn nicht noch grössere Aehnlichkeit von Epiplastron und Entoplastron mit Clavicula und Interclavicula von Hydrosaurus auf, was am deutlichsten aus einem Vergleich unserer Tafel 14, Fig. 9—19, hervorgeht. Bei Chelonia ist, im Gegensatz zu Trionyx, der mediane Theil des Entoplastrons wohl entwickelt, seine Flügel aber mehr oder weniger rudimentär, die Episternalia sind nicht nach vorne gerichtet und ähneln darum der Clavicula von Hydrosaurus umsomehr. *Es liegt meines Erachtens nicht ausserhalb dem Bereiche der Möglichkeit, dass Epiplastron und Entoplastron von den Schildkröten nicht neu erworben, sondern von den Eidechsen her ererbt sind.* Es läge diese Annahme auch nicht im vollen Widerspruch mit der Rathke'schen Auffassung, indem ja die Claviculargebilde ursprünglich ebenfalls exosceletaler Natur sind, wie wir es bei den Fischen finden und erst im Verlaufe der Entwicklung des Wirbelthierstammes internirt wurde. Ueber die Natur der übrigen Elemente des Bauchschildes werde ich in einem andern Kapitel reden.

Emyda (Trionyx) ceylonensis, Gray.

Das mir zu Gebote stehende Material besteht aus einer Suite von sieben ganzen Sceleten und Schaalen, welche ungefähr fünf verschiedene Alters- und Entwicklungsstadien repräsentiren und welche wir, vom jüngsten Stadium ausgehend, mit fortlaufenden Nummern bezeichnen wollen. Da begreiflicherweise eine Altersangabe unmöglich ist, so müssen wir uns mit der Angabe der Schaalendimensionen behelfen.

Diese Dimensionen sind nun für die 7 Stadien folgende:

Nr.	Länge in mm.	Breite in mm.
1	60	37
2	112	100
3	132	120
4	176	140
5	249	208
6	252	196
7	306	229

Die Maasse geben für die Schaalenlänge den senkrechten Abstand von der Mitte der vordern Einbuchtung (Incisur) der Nuchalplatte bis zum gemeinsamen hintern Endpunkte der beiden letzten Costalplatten an. Als Breite bezeichnen wir den Abstand der äussersten Punkte der 3. Costalplatte. Hiervon wollen wir die Körperbreite unterscheiden, welche natürlich je nach dem Alter des Thieres mehr oder weniger stark von der Schaalenbreite differirt.

I. Stadium (Tab. 7).

1. Rückenschild. 60 : 37.

a. Neuralplatten.

Die Zahl der Neuralplatten beträgt wie bei den übrigen Trionychiden acht, doch ist deren Lage zu den Costalplatten von den Trionychiden eine verschiedene. Wir erwähnten schon bei der Besprechung des Rückenschildes der letzteren Gruppe, dass der erste Brustwirbel (rippentragende Wirbel) weder Neural- noch Costalplatten besitzt, bei jungen Thieren daher frei gesehen werden kann. An Stelle dieser Platten liegen die beiden grossen Nuchalfontanellen. Anders ist dieses hingegen bei Emyda. Der erste Brustwirbel besitzt eine deutlich ausgeprägte Neuralplatte, welche die Nuchalfontanellen verschliesst und mit der zweiten Nuchalplatte (Nr. 2) die Anssatzstelle für die erste Costalplatte liefert. Dieser Vermehrung folgt aber auf der andern Seite wieder eine Verminderung, indem dem neunten Rippenpaar die Neuralplatte fehlt, während sie bei den Trionychiden vorhanden ist. Mit andern Worten ausgedrückt: Die Neuralplatten von Emyda entsprechen nicht den gleichnamigen Platten von Trionyx, sondern die Analogie stellt sich anders, wie es folgende Tabelle ausdrückt und anschaulich macht.

1	1 Platte	von	Emyda	entspricht	—	Platte	bei	Trionyx.
	1ª	„	„	„	„	1	„	„	„
2		„	„	„	„	2	„	„	„
3		„	„	„	„	3	„	„	„
4		„	„	„	„	4	„	„	„
5		„	„	„	„	5	„	„	„
6		„	„	„	„	6	„	„	„
7		„	„	„	„	7	„	„	„

Es hat demnach eine Spaltung der Platte 1 von Emyda stattgefunden und hat Emyda in Folge dessen vorne ein Plus aufzuweisen.

Die Nuchalplatte ist hier mehr oder minder rechteckig und nicht so spangenförmig wie bei Trionyx und erreicht mit seinen lateralen Enden die zweite Rippe nicht. Sie schliesst sich lückenlos an die erste Neuralplatte an, so dass keine Nuchalfontanellen zu Stande kommen. Von vorne nach hinten nehmen die Neuralplatten an Breite stets ab, so dass die hinterste die schmalste und auch die kürzeste ist, d. h. kürzer als die ihr zugehörige Costalplatte.

b. Costalplatten.

Die Costalplatten, ebenfalls acht an der Zahl, erreichen in diesem Stadium ungefähr die halbe Länge der Rippen. Sie schliessen sich nach innen lückenlos an die Neuralplatten an und zwar so, dass jede nicht nur die eigene, sondern auch auf eine kurze Strecke die vordere Neuralplatte tangirt. Dadurch, dass diese Berührungsfläche nach aussen gerichtet ist, entsteht die mehr oder weniger sechsseitige Form der Neuralplatten. Die beiden letzten Costalplatten (cost. 8) schliessen, weil keine neunte Neuralplatte vorhanden ist, unmittelbar an einander.

Was nun Form und Grösse der Costalplatten anbelangt, so sind die Begrenzungslinien gegeneinander ziemlich grade, sehr wenig gewellt und zu einander parallel, lateralwärts aber abgerundet. Ihre Oberfläche ist mit kleinen Erhabenheiten ganz übersäet, so dass dieselbe gekörnt erscheint. Die Breite der Platten (Querdurchmesser) nimmt von der ersten bis zur dritten Platte allmählig zu, von der vierten bis zur letzten aber wieder ab, und zwar ist die Abnahme stärker als die Zunahme, so dass das achte Plattenpaar nicht nur schwächer als das dritte, sondern auch schmaler als das erste ist.

Gleich wie bei Trionyx, liegt auch bei Emyda, wenigstens in diesem jugendlichen Stadium, die Ansatzstelle des Beckens frei.

c. Marginalplatten.

Marginalplatten fehlen in unserm ersten Stadium noch vollständig, *bis auf eine, welche am vordern Schaalenende direkt vor der Nuchalplatte liegt.* Sie entsteht am äussersten Rande des weichen Saumes als ein Knochenkern, welcher sich allmählig vergrössert und nach innen wächst. *Diese mediane unpaarige Marginalplatte, welche ihrer Lage und Beschaffenheit nach eher den Charakter einer secundären Nuchalplatte hat, will ich auch für die Folge als eine solche ansprechen* (nu^{1}a).

II., III. und IV. Stadium[1]) (Tab. 9).

1 Scelet 112 : 100 und 1 Schaale 132 : 120 (Fig. 5^{a}).

a. Neuralplatten.

Die Form und Lage der Neuralplatten ist dieselbe und alles, was wir von dem ersten Stadium gesagt haben, passt auch hierher, nur sind merkwürdiger Weise bei beiden Exemplaren statt 8 nur 7 vorhanden, indem die hinterste Neuralplatte fehlt. Diese Inconstanz habe ich bei sämmtlichen mir zu Gebote stehenden Trionychiden nicht bemerken können, sondern stets acht Neuralplatten vorherrschend gefunden. Diese Variabilität ist aber keine besondere Eigenthümlichkeit für Emyda, da man dieselbe vielfach auch in anderen Gruppen beobachten kann.

b. Nuchalplatten.

Die Nuchalplatte ist bedeutend in die Breite gewachsen und hat ihre mehr oder weniger rectanguläre Gestalt verloren, ihr seitlicher und vorderer Rand bilden einen viel stumpferen Winkel und liegen nun in gleicher Linie mit dem lateralen Ende der Costalplatten. Die zweite Nuchalplatte nu^{1}a ist natürlich entsprechend grösser geworden und tritt nun mit nu^{1} in enge Nathverbindung, doch variirt ihre Grösse sehr und hält nicht gleichen Schritt im Wachsthum wie nu^{1}, sondern fällt bald kleiner bald grösser aus.

---

[1]) Dargestellt nur durch eine Zeichnung.

c. Costalplatten.

Gleich der Nuchalplatte haben sich auch die Costalplatten bedeutend in die Breite ausgedehnt, so dass die Rippen zu dreiviertel bis vierfünftel verdeckt werden. Diese Breitenzunahme können wir am Besten durch eine Formel ersichtlich machen wenn wir z. B. Länge und Breite irgend einer Platte, z. B. der dritten, mit den gleichen Dimensionen von Stadium I. vergleichen. Es verhält sich dann:

Stadium 1. : Stadium 2.		Stadium 1. : Stadium 2.	
18 : 7	62 : 19	2,6 : 1	3,3 : 1

Die Lage zu den Neuralplatten, sowie die Form derselben ist bei allen Costalplattenpaaren, mit Ausnahme des ersten, dieselbe geblieben. Sein lateraler Theil ist bedeutend stärker gewachsen als sein neuraler, und dieses geschah nur aus dem Grunde, um die Lücke zwischen dem Plattenpaare und der Neuralplatte auszugleichen. Durch diese Ausfüllung hat es nun mehr oder minder die Form eines Trapezoids angenommen. Bei Trionyx gangeticus sieht dieses Plattenpaar den übrigen vollständig gleich. Infolge Fehlens der achten Neuralplatte stossen nicht nur das achte, sondern auch das siebente unmittelbar auf einander.

d. Marginalplatten.

Die Marginalplatten bei 2 sind leider nicht vollständig erhalten. In diese Stadien treten ausser der secundären Nuchalplatte eigentliche Marginalplatten auf. Dieselben kommen nicht um den ganzen Rand herum vor, sondern ungefähr nur am hintersten Drittel desselben. Ihre Zahl ist durchaus nicht den ihnen gegenüberliegenden Costalplatten entsprechend, sondern sie sind ganz unabhängig von diesen. Ihre Zahl ist ferner bedeutend grösser. In dem vorliegenden Falle entstehen sie an dem häutigen Schaalenrande in Form von hohlen Keilen, welche wie Hohlziegel demselben aufsitzen und allmählich centripetal wachsend, ohne sich aber je durch eine Nath mit den Costalplatten zu vereinigen. Ihre Breite ist sehr verschieden, und man kann beobachten, dass sie von vorne nach hinten an Breite abnehmen. Die erste Marginalplatte ist stets breiter als sämmtliche übrigen und verwächst mit der zweiten zu einer engen Nath. Etwas Aehnliches findet wahrscheinlich auch mit der dritten und vierten Marginalplatte statt, wenn gleich alle vorliegenden Stadien den Character nach dieser

Richtung hin nicht so vollständig ausgeprägt haben wie bei der ersten und zweiten.

Ihrer Entstehung nach besitzen sie absolut keine endosceletale Unterlage, sondern entstehen frei auf dem Schaalensaume, es muss daher sowohl die untere als die obere Fläche des häutigen Schaalensaumes Kalkplatten bilden.

IV. Stadium.

176 : 140 mm.

Diese Schaale zeigt keine wesentlichen Abweichungen von Nr. 2 als die, dass hier wiederum acht Neuralplatten vorhanden sind, von welchen sich die achte durch besondere Kleinheit und durch eine eirunde Form auszeichnet; auch ist sie kaum halb so lang, als das ihr zugehörige Costalplattenpaar.

Das letzte Costalplattenpaar erweitert sich stark nach hinten und gewinnt eine dreieckige Gestalt, wodurch die Ansatzstelle für das Becken immer mehr und mehr bedeckt wird.

Von den zehn Marginalplatten ist die erste gleichfalls verhältnissmässig am stärksten gewachsen und hat bereits die doppelte Breite der zweiten erlangt. Die ganze Reihe hat noch mehr denn ein Centimeter Abstand von den Costalplatten.

V., VI. und VII. Stadium (Tab. 11).

249 : 208
252 : 196
306 : 229 (Fig. 6a)

Diese drei Stadien können zusammen behandelt werden. In ihren wesentlichen Zügen stimmen sie sowohl unter sich, als auch mit den vorigen Stadien überein. Nur hinsichtlich der Neuralplattenreihe zeigen dieselben wiederum einige interessante individuelle Verschiedenheit.

Nr. 5 besitzt die normale Zahl (acht) an Neuralplatten. Nr. 6 hingegen nur sieben wie bei Nr. 2 und 3 und von diesen sieben ist gleichfalls die erste rudimentär, d. h. sie besteht nur aus einem winzigen, viereckigen, leicht zu übersehenden Plättchen, welches sich zwischen der ersten Neuralplatte und der Nuchalplatte einklemmt, während die letztere deren Raum einnimmt.

Nr. 7, das grösste Exemplar der Serie, ist von normalem Bau. Bei diesem letzten Stadium hat sich das achte Costalplattenpaar sehr weit nach hinten ausgedehnt und überdacht sowohl das Becken, als auch die dritten bis vierten Schwanzwirbel vollständig (Fig. 6a).

Die secundäre Nuchalplatte bleibt gewöhnlich nur in Hautverbindung mit der eigentlichen Nuchalplatte. In einem Falle (bei Schaale 5) hat sie sich hingegen lückenlos in die äussere Umrandung der letzteren eingekeilt, so dass die Vermuthung, sie werde später mit derselben in Nathverbindung treten, nahe liegt.

Die Marginalplatten, welche in sämmtlichen Altersstadien zwischen der sechsten und siebenten Rippe beginnen, werden solider, d. h. sie füllen sich allmählig mit Knochensubstanz aus. Die übrigen Marginalplatten schliessen nur mit ihrem Aussenrande an einander, nach innen stehen sie mehr oder weniger von einander ab. Während die ersten beiden bei allen Exemplaren von ziemlich gleicher Gestalt sind, weichen die übrigen bei jedem einzelnen Individuum von einander ab.

Beziehungen vom Endoscelet zum Exoscelet.

Die Unterscheidung von Endoscelet und Exoscelet ist für das Rückenschild von keinen Schwierigkeiten begleitet. Endosceletaler Natur sind Wirbelsäule und Rippen, exosceletal sind sämmtliche Neural-, Costal- und Marginalplatten. Natürlich wird die Verbindung von Endoscelet und Exoscelet mit zunehmendem Alter eine innigere, doch auch bei vollständig erwachsenen Exemplaren ist dieselbe nicht für alle Theile eine gleich intensive. Die engste Verbindung findet zwischen den Rückenwirbeln und den Neuralplatten statt, indem sie ihrer ganzen Länge nach mit einander verwachsen. Auch bei den ältesten Exemplaren sind Anfang und Ende der Rippen frei, d. h. sie sind von den Costalplatten wohl überlagert, aber nicht an den beiden Punkten mit einander verwachsen. Nur das Mittelstück der Rippen ist derartig mit den Costalplatten verschmolzen, dass man auch nicht die kleinste Trennung gewahr werden kann.

Jede Neuralplatte überdeckt den ihr angehörenden Wirbel vollständig, und lehnt sich nur mit einem kleinen Theil auf den nächst nach vorn liegenden, auch die Costalplatten legen sich dicht mit ihrem inneren Theile auf die Mitte der Rippenkörper, dagegen divergiren die Längsachsen von Rippe und Costalplatte ganz beträchtlich, so dass die lateralen Enden seitlich unter den Costalplatten zu liegen kommen.

Die dermalen Knochenauflagerungen auf Wirbelsäule und Rippen scheinen aus einem Gusse zu bestehen, wenn gleich ich eher entgegengesetzter Ansicht sein möchte, weil es erstlich unwahrscheinlich ist, dass nur die Nuchalplatte mit einem solchen Aufguss bedeckt wäre, welche doch in allen übrigen Dingen solch gemeinschaftlichen Antheil an dem Aufbau des Rückenschildes nimmt. Ferner aber glaube ich, dass, wenn wir Emyda für eine weiter fortgeschrittene Form von Trionyx ansehen wollen, es Zwischenstadien geben müsse, welche die Lücke zwischen beiden noch weiter ausfüllen, weil es nicht anzunehmen ist, dass Formen, welche so nahe verwandt sind, wie Trionyx und Emyda durch ein solches characteristisches Merkmal sich so scharf trennen wollten. Anders verhält es sich aber mit der primitiven Nuchalplatte, welche nach Rathke rein dermaler Natur ist und aus zwei wohl unterschiedenen Knochenlagen besteht. Die untere resp. innere Schicht ist ihrem ganzen Umfange nach von der äusseren getrennt und abgehoben und zeigt die gleiche, glatte und glänzende Knochentextur wie die Rippen, nur ist man anfänglich versucht, sie als endosceletalen Bestandtheil in Anspruch zu nehmen. Abgesehen von ihrem rein dermalen Ursprung lässt sich aber für sie hier kein endosceletales Analogon finden. *Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass wir es hier mit zwei verschiedenen Formen von Exoscelet zu thun haben, welche wahrscheinlich verschiedenenen Lagen der Cutis (Epidermis?) ihren Ursprung verdanken.* Diese beiden Arten von Exoscelet werden wir auch am Bauchschild wiederfinden und werde ich dort auf die näheren Beziehungen zu einander eingehen.

Betrachten wir die untere Lamelle für sich allein, so fällt uns sofort eine Aehnlichkeit mit der Nuchalplatte von Trionyx (Tab. 13, Fig. 20) in die Augen. Sie stellt wie bei jenen ein spangenartiges Stück dar, welches beiderseits von dem ersten Costalplattenpaar überlagert wird. Es unterliegt daher keinem Zweifel, dass die

untere Lamelle der ganzen Nuchalplatte analog ist. Bei den Trionychiden fehlt die obere Lamelle aber keineswegs, sondern ist nur viel schwächer entwickelt als bei Emyda. *Wir müssen demnach in Emyda eine weiter fortgeschrittene Trionychidenform erblicken und sie als eine solche auch dafür ansprechen.*

Das Bauchschild (Plastron).

Das Plastron stimmt in seiner Form und Anordnung seiner Elemente mit demjenigen von der Trionyx im grossen Ganzen überein, doch kommen einige Modificationen vor, welche aber nicht als Abweichung, sondern als eine Weiterführung des bei den Trionychiden angelegten Bauplanes gelten können.

I. Stadium.

Bei unserm jüngsten Stadium (Tab. 1b) liegen die einzelnen Elemente noch sehr weit auseinander, indem sie grosse Fontanellen zwischen sich lassen.

Das paarige Epiplastron (Ep.) stellt zwei spangenförmige Knochenstücke dar, welche ziemlich parallel oder nur wenig divergierend nach vorne verlaufen. Hierzu gesellen sich noch zwei rundliche Knochenplatten, welche die vordere Hälfte des Epiplastrons verdecken und mit derselben verwachsen. Die Knochenplatten, welche wir auch auf den übrigen Elementen des Plastrons treffen, unterscheiden sich schon äusserlich durch ihre gekörnte Textur leicht von ihrer Unterlage. Sie entstehen jedenfalls später und unabhängig von dem primitiven Entoplastron. Sie finden ihr Analogon in der obern Nuchalplatte und haben jedenfalls wie diese ihren Ursprung in einer mehr äusserlich gelegenen Schicht der Cutis (vielleicht auch der Epidermis).

Das unpaare Stück des Bauchschildes, das Entoplastron besteht aus einem quer verlaufenden Körper, welcher sich an die hintern Enden der Episternalien anlehnt und zwei nach hinten divergierende Flügel hat, welche mit je einem Fortsatz des Hyosternums in Verbindung stehen. Der Körper besitzt ebenfalls eine *secundäre Knochenauflagerung*, welche denselben vollständig bedeckt.

Hyosternum und Hyposternum verwachsen vollständig, sehr früh mit einander, so dass wir schon selbst in unserm frühesten Stadium keine Verwachsungslinie, wie wir sie deutlich, selbst im hohen Alter bei Trionyx finden, bemerken können. Hyosternum und Hyposternum entstanden jedenfalls wie bei Trionyx als zwei getrennte, gebogene Knochenleisten, welche, mit ihren convexen Seiten an einander stossend, allmählig verschmolzen. Während die Enden der vordersten Leiste meist einfach blieben, gabelten sich diejenigen des hinteren (Hyoplastron) mehrfach. Allmählig füllte sich der Raum mit Knochensubstanz aus bis auf kurze Enden der Spangen, welche als Zacken erscheinen und die Verbindung mit den übrigen Stücken des Bauchschildes vermitteln. Ueber dieses primitive Hyoplastron und Hypoplastron legen sich nun wieder die *secundären Knochenplatten, welche das gesammte Gebilde bis auf die Zackenfortsätze überdecken.* Tab. 13, Fig. 7 und 8.

Das Xiphiplastron, welches das Bauchschild nach hinten abschliesst, besteht ebenfalls aus zwei flach gebogenen Stücken, welche sich mit ihrem convexen Ende berühren und mit dem ein- bis zweizackigen Fortsatze in Verbindung mit dem Hyposternum treten. Die hintern Schenkel laufen parallel und unterscheiden sich dadurch von Trionyx, bei welchen die analogen Theile stark convergiren und eine allseitig geschlossene Fontanelle einrahmen. Der secundäre Beschlag besteht aus zwei halbmondförmigen Platten, welche sich gleichfalls mit ihren convexen Seiten berühren.

Ausgefüllt ist schliesslich das ganze Bauchschild, resp. alle angeführten Knochenplatten werden verbunden durch eine zähe pergament- bis lederartige Haut, welche auch noch den Aussenrand sämmtlicher Platten umsäumt.

Die übrigen Stadien.

Mit zunehmendem Alter vergrössern sich die secundären Knochenplatten immer mehr und verengen die zwischen ihnen liegenden Fontanellen. Doch kommt es nur zwischen den beiden xiphisternalen Platten zu einer eigentlichen Nathverbindung, während die übrigen sich niemals berühren. Mit dem Wachsthum der Platten geht auch eine Formveränderung derselben

Hand in Hand, deren Beschreibung eine sehr umständliche wäre und welche am besten aus den Zeichnungen hervorgeht.

Eine wichtige Veränderung geschieht mit dem Hyoplastron und Hypoplastron, indem sich das aus beiden entstandene Verschmelzungsstück dorsalwärts umbiegt und so eine Brücke gegen das Rückenschild hin bildet, wie sie den Emyden und Testudiniden zukommt. Nach hinten zapft sich dasselbe in die Höhlung der ersten Marginalplatte ein, niemals aber kommt eine Nathverbindung weder mit letzterer noch mit dem Rückenschild vor. *Wir sehen also, dass Emyda in Bezug auf die Ausbildung des Bauchschildes einen Uebergang von den Trionychiden zu den Emyden bildet.* Da mit dem fortschreitenden Alter die Höhe des dorsalwärts umgebogenen Theiles zunimmt, so nimmt auch die Grösse der so gebildeten Sternalkammer immer mehr zu.

Résumé.

Aus den obigen Abschnitten dürften sich nun folgende Unterscheidungsmerkmale von Emyda und Trionyx ergeben:

1. Bei Trionyx und Emyda ist die Zahl der Neuralplatten in weitaus den meisten Fällen dieselbe, die Lage derselben ist hingegen eine verschiedene, indem gleichsam eine Verschiebung derselben von vorne nach hinten stattgefunden hat. In selteneren Fällen kommen bei Emyda nur sieben Neuralplatten vor und dann ist es stets die hinterste, die achte, welche wegfällt.

Es kann aber auch die erste Neuralplatte rudimentär bleiben (Stadium VI).

Durch das Auftreten einer Neuralplatte über dem ersten Brustwirbel kommen bei Emyda keine Nuchalfontanellen zu Stande.

2. Die Unterschiede zwischen den Costalplatten beider Genera sind sehr gering und beziehen sich höchstens auf Formverhältnisse.

3. Sehr wichtig ist das Auftreten von Marginalplatten, welche sonst bei sämmtlichen Trionychiden fehlen. Als die zuerst auftretende Marginalplatte ist die secundäre Nuchalplatte anzusehen. Erst später erscheinen die eigentlichen Marginalplatten in verschiedener Zahl und von vorne nach hinten an Grösse abnehmend.

Das Auftreten von Marginalplatten, welches als eine Vervollständigung des Rückenschildes anzusehen ist, nähert Emyda entschieden den Emyden und Testudiniden.

4. Das Plastron unterscheidet sich von demjenigen der Trionyx durch die viel stärkere Auflagerung, welche die primäre überragt und so eine andere Form der einzelnen Elemente des Plastrons bedingt. *Bei Trionyx und Emyda scheint die secundäre Knochenauflagerung von hinten nach vorne fortzuschreiten, indem dieselbe auf dem Xiphisternum am stärksten, auf dem Episternum stets am schwächsten entwickelt ist.*

5. Den wichtigsten Unterschied bildet das Auftreten einer sogenannten Sternalkammer, gebildet von dem sich nach oben biegenden Hyoplastron und Hypoplastron des Bauchschildes.

*Was nun die Stellung von Emyda ceylonensis im System anbetrifft, so verbindet sie ihr allgemeiner Bau unzweifelhaft mit den Trionychiden, doch weist sie eine Reihe von Merkmalen auf, welche sämmtliche eine Vervollkommnung der Trionychiden*schaale bedeuten und *Emyda zu einem Bindegliede zwischen den letzteren und den Emyden und Testudiniden stempeln.* (Marginalplatten, Schluss der Nuchalfontanellen, starke secundäre Knochenauflagerung auf das Plastron, Sternalkammer).

Trionyx und Emyda geben uns wichtige Aufschlüsse über die Natur von Rücken- und Bauchschild der Schildkröten im Allgemeinen und über die Beziehungen der verschiedenen Sceletschichten zu einander. Es mögen die Hauptpunkte, welche zwar schon bei der Besprechung der Trionychiden namhaft gemacht wurden, noch einmal im Zusammenhange aufgeführt werden.

Die Natur von Rücken- und Bauchschild ist von jeher viel umstritten. Cuvier[1]) denkt sich das Rückenschild entstanden durch Ausbreitung der Rippen und Dornfortsätze und erkennt in dem Bauchschild ein ausgebreitetes Sternum. Auch Geoffr. St. Hilaire[2]) stimmt mit der Cuvier'schen Ansicht überein und erweitert dieselbe darin, dass er die Marginalplatten mit den Rippenknorpeln der übrigen Reptilien identificirt, obschon dieselben nicht in gleicher Anzahl wie die Rippen vorhanden sind.

---

[1]) Cuvier, G., Leçons d'Anatomie comparée, 1799.

[2]) Hilaire, G. St., Annales du Muséum, 1809.

Carus[1]) betrachtete anfänglich die Costalplatten als ausserordentlich stark entwickelte Querfortsätze, ähnlich wie sie sich zwar in geringerer Ausbildung bei den schwanzlosen Batrachiern vorfinden, verlässt aber diese Ansicht in der zweiten Auflage seines Werkes und spricht die Vermuthung aus, dass gewisse Theile des Rückenpanzers dem Exoscelet angehören möchten. Diese Ansicht vertritt auch Peters, welcher auch für das Bauchschild einen theilweise exosceletalen Ursprung annimmt.

Rathke, welcher in seiner vortrefflichen Arbeit die Entwicklung des Schildkrötensceletes des einlässlichsten behandelt, kommt, geleitet durch *embryologische Untersuchungen*, wiederum, mindestens in Betreff des Rückenschildes, auf die Cuvier'sche Anschauung zurück. *Nach ihm entstehen die Costalplatten dadurch, dass in dem Perichondrium der ursprünglich knorpelig angelegten Rippen eine Knochenwucherung entsteht, die sich allmählich ausbreitet und sich von der Mitte nach aussen schiebt.*

Die Neuralplatten sind nach seiner Ansicht zum grössten Theil in die Breite entwickelte Dornfortsätze. Nur die Nuchal- und Pygalplatte, die er Ergänzungsplatte nennt, betrachtet er als exosceletaler Natur.

Das Bauchschild hingegen besteht nach ihm ausschliesslich aus Hautknochen, ohne irgend welche entosceletale Grundlage.

Schon Owen[2]) *widerlegte mit Recht Rathke's Auffassung, indem er darauf aufmerksam machte, dass der integrirende Theil des Rückenschildes (Costal- und Neuralplatten) Hautknochen wären, wie sie nicht nur bei Schildkröten, sondern auch bei Krokodilen vorkommen, und dass bei Schildkröten diese Dermalknochen zum Unterschiede von letzteren sehr früh mit dem Endoscelet verwachsen.*

Während, wie wir hier oben sahen, Rathke das Plastron als ausschliesslich exosceletaler Natur betrachtet, glaubt sich Owen[3]) *zu dem Schlusse berechtigt, dass dasselbe eine endosceletale Grundlage habe und zwar werde dieselbe geliefert von den Rippenknorpeln, welche nachträglich von exosceletalen Knochentafeln überdeckt werden, welche die Gestalt der einzelnen Elemente des Plastrons bestimmen.*

[1]) Introduction to Comparative Anatomy bei Gore, 1827.

[2]) Owen, On the Development and Homologies of the Carapace and Plastron of the Chelonian Reptiles.

[3]) Owen, L. c. pag. 166.

Die Owen'schen Anschauungen sind nun von den heutigen Forschern, mindestens in Bezug auf das Rückenschild, ziemlich allgemein angenommen und auch die Verhältnisse, wie wir sie bei Emyda vorfinden, bestätigen dieselben auf's Neue.

Ein einziger Blick auf die Innenseite einer jungen Rückenschaale beweist uns, dass Rippen und Costalplatten Gebilde vollständig differenten Ursprungs darstellen und dass letztere auf keinen Fall Wucherungen des Perichondrums sind, indem hier Rippen und Costalplatten nur zur Hälfte mit einander verwachsen sind, d. h. die Rippe mit ihrem lateralen Theile, wenn auch von der Costalplatte überdeckt, frei bleibt und durch Bindegewebe-Substanz von der letzteren getrennt ist. Auch am verwachsenen Theile lässt sich die Rippe noch ihrer ganzen Länge nach leicht von der Costalplatte unterscheiden.

Ebenso darf man sich mit Recht fragen, warum nur Nuchal- und Pygalplatte exosceletaler Natur sein sollen und die ihnen vollständig gleichsehenden übrigen endosceletaler. Allerdings verwachsen die Neuralplatten sehr früh mit den ihnen entsprechenden Wirbelkörpern, was jedoch nicht ausschliesst, dass dieselben in sehr frühen Stadien als getrennte Knochenplatten mit Corium entstanden sind, ähnlich wie die Knochenplatte im Hautpanzer des Krokodils. *Ein Beweis, dass die sämmtlichen Neuralplatten exosceletaler Natur sind, scheint mir gerade in dem Umstand zu liegen, dass auch ohne Wirbelunterlage solche Platten entstehen können, wie z. B. die Nuchalplatte.*

Auch die Art und Weise der Bildung der Marginalplatten bestätigt die Owen'sche Ansicht, dass wir es hier mit Gebilden vollkommen exosceletaler Natur und nicht, wie G. St. Hilaire glaubt, mit umgewandelten Rippenknorpeln zu thun haben. Abgesehen von ihrer vollkommen extramusculären Entstehung spricht erstlich dafür der Umstand, dass dieselben in viel grösserer und inconstanter Zahl erscheinen als die Rippen, dass dieselben gerade bei jungen Thieren fehlen oder viel schmaler entwickelt sind als bei alten und dass sie endlich stets contripetal gegen die Schaale hinwachsen.

Auch in Bezug auf den Aufbau des Plastrons gibt uns Emyda, besonders verglichen mit ihren Familiengenossen, verschiedene Winke. Sie lehrt uns, dass, wie schon Owen behauptet, das Bauchschild aus zwei differenten, zu verschiedenen

Zeiten entstehenden Knochenlagen besteht, von denen die äussere, auf ihrer Oberfläche gekörnt, entschieden dermaler Natur ist. Ueber das Wesen der inneren Lage kann man nun noch verschiedener Meinung sein. Da beide Schichten extromusculär entstehen (Rathke), so ist jedenfalls die Owen'sche Deutung derselben als Rippenknorpel nicht richtig. Wohl aber erscheint eine Anologie gewisser Theile des Plastrons (Entoplastron und Epiplastron), wie wir es schon in der Einleitung betont haben und wie auch Rathke ausgeführt hat, mit der Interclavicula und der Clavicula der Eidechsen als statthaft.

Ein Analogon für die primitive Unterlage von Hyoplastron, Hyposternum und Xiphisternum werden wir eher in den Bauchrippen von Krokodil und Hatteria zu suchen haben.

Litteratur-Verzeichniss.

Duméril, A. Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles, 1835.

Cuvier, G. Le Règne Animal Cl. 13. Les Reptiles, 1836 bis 1849.

Rathke, H. Ueber die Entwicklung der Schildkröte, 1848.

Owen On the Development and Homologies of the Carapace and Plastron of the Chelonian Reptiles, 1849.

Agassiz, L. Contributions to the natural history of the United-Staates of America, 1857.

Rütimeyer, L. Die fossilen Schildkröten von Solothurn und der übrigen Juraformation, 1873.

do. Ueber den Bau von Schaale und Schädel bei lebenden und fossilen Schildkröten als Beitrag zu einer paläontologischen Geschichte dieser Thiergruppe. Verhandlungen der Naturforsch. Geschichte. 6 Thle. I. Heft. Basel 1873.

Claus, C. Grundzüge der Zoologie, 1876.

Wiedersheim, R. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, 1886.

Kitchen Parker Stucture and Development of the Shoulder-Girdle and sternum in the Vertebrata, 1888.

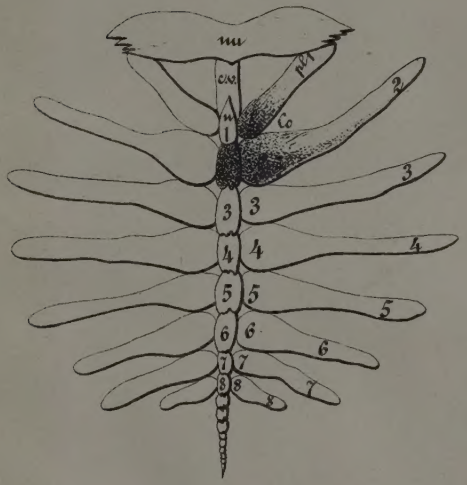
Gray, F. E. Catalogue of Shield-Reptiles in the collection of the British Museum.

Inhalts-Verzeichniss.

Seite

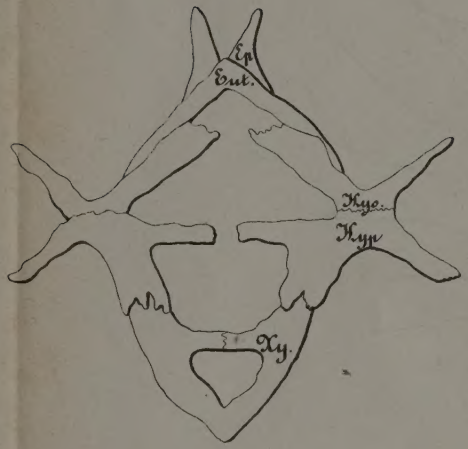
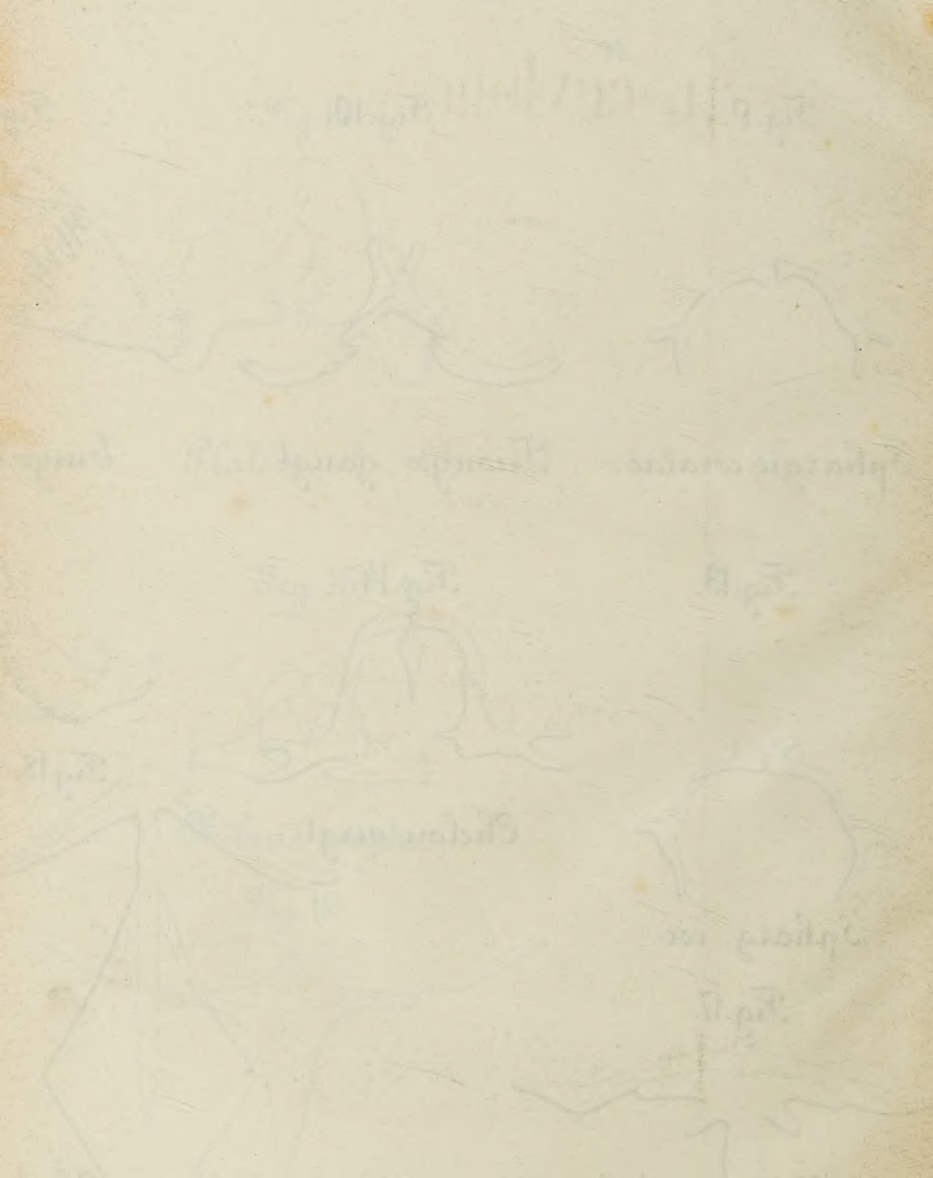
Die Trionychiden (Rückenschild) 5
Das Bauchschild 7
Emyda (Trionyx) ceylonensis, Gray (Rückenschild) . . . 10
I. Stadium 11
II. und III. Stadium 13
VI. Stadium 15
V., VI. und VII. Stadium 15
Beziehungen vom Endoscelet zum Exoscelet 16
Bauchschild. I. Stadium 18
Die übrigen Stadien 19
Resumé 20
Litteratur-Verzeichniss 25

Fig. 1. a.



Trionijx muticus, Les.

Fig. 1 b.



Trionijx muticus, Les.